

L'ORIGINE DES PELOUSES STEPPIQUES VALAISANNES À LA LUMIÈRE DE LEURS LIENS DE PARENTÉ AVEC LES RÉGIONS LIMITOPHES

par Raymond Delarze ¹

ZUSAMMENFASSUNG

Der Urprung der Walliser Trockensteppen im Verhältnis zu ihrer Verwandtschaft mit den angrenzenden Gebieten

Dies ist ein Versuch, die Bedeutung der klimatischen und geographischen Unbestände der postglaziären Kolonisation in deren Rahmen sich die Walliser Felsensteppen gegliedert haben, durch Vergleich mit anderen kontinentalen Gegenden des westlichen Alpenbogens darzulegen.

Das Alter der Steppenvegetation im Rhônebecken wird durch die Differenzierung einiger repräsentativer Taxa bestätigt. Die Verwandtschaft mit dem Aostatal scheint eher ein gemeinsames spätglaziäres Erbe zu sein, das sich in beiden Tälern dank günstigem Klima erhalten konnte, als die Folge eines wichtigen Austausches. Ein transalpiner Eingang über den Simplon ist an der xerophilen Vegetation im Ober-Wallis sichtbar. Aber die meisten Tier- und Pflanzenarten der Trockenwiesen bis Siders hinauf scheinen über den Westen ins Wallis vorgedrungen zu sein.

Man kann meistens eine Wanderung längs dem Rhônetal von südfranzösischen Zufluchtsorten her nicht ausschliessen. Diese Annahme wird durch Reliktkolonien auf diesem Wege bekräftigt. Trotzdem lassen einige Käfer einen Rhein-Donau-Einfluss im Wallis ahnen.

Die Wiederbesiedlung des Wallis ist wahrscheinlich in verschiedenen Etappen gesehen. Unter den ersten Einwanderern befanden sich die heliophilen auf mineralem und trockenem Boden wachsenden Pflanzen, die auch heutzutage den Pflanzenteppich der Walliser Trockenwiesen beherrschen. Die weniger eurythermen Arten, besonders ein grosser Teil der submediterranen Insekten, durch die sich unsere Steppen von den deutschen unterscheiden, haben das Wallis dank der postglaziären Erwärmung später erreicht.

¹ Institut de Botanique systématique et de géobotanique. Bâtiment de Biologie, 1015 Lausanne.

INTRODUCTION

Si le mot «steppe» évoque des immensités herbeuses, il faut bien reconnaître qu'il est particulièrement mal choisi pour définir les lambeaux de pelouses qui s'accrochent aux coteaux du Valais. Pourtant de nombreuses analogies, floristiques, phénologiques, justifient cette épithète. La pelouse steppique, confinée chez nous dans le climat continental des grandes vallées intra-alpines, est caractérisée par des espèces très effacées dans le tapis végétal médioeuropéen, alors qu'elles dominent dans les steppes d'Europe orientale. Les pelouses valaisannes offrent en particulier refuge à de nombreuses espèces, animales et végétales, dont les populations intra-alpines sont très éloignées de leur aire continue. Cet isolement, renforcé par des barrières climatiques et orographiques actuellement infranchissables, fait penser qu'il s'agit de relictés, vestiges d'une époque climatique révolue. Les plus anciennes ont certainement survécu sur place aux glaciations sur des sommets dégagés de glace; d'autres ont gagné le Valais dès le premier réchauffement.

Aux espèces à affinités steppiques, qui font l'originalité des grandes vallées en regard des régions péri-alpines voisines, se joignent en Valais des éléments thermophiles subméditerranéens. Ceux-ci se retrouvent, dans des microclimats cléments, à l'extérieur du massif alpin. Cette richesse en espèces relictés confère aux pelouses sèches, malgré leur faible superficie, un intérêt écologique et chorologique tout particulier.

Les travaux de ROYER (1984, 1985) sur le *Xerobromion* et le *Mesobromion* ont montré l'influence des voies migratoires sur la composition floristique régionale de ces milieux. On peut s'attendre à ce que les facteurs historiques jouent un rôle encore plus grand dans les groupements steppiques intra-alpins, qui présentent un caractère relictuel marqué.

L'origine et l'itinéraire emprunté par la recolonisation postglaciaire jusqu'en Valais est une question qui a depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes. CHRIST (1907, 1920), BRIQUET (1890, 1900, 1906), GAMS (1927a, 1929, 1930), GUYOT (1931, 1935), SCHMID (1936) et BRAUN-BLANQUET (1917, 1923, 1959) se sont particulièrement penchés sur l'historique des populations sarmatiques et subméditerranéennes intra-alpines. Les relations passées du Valais avec les compartiments géographiques voisins ont le plus souvent été déduites des liens de parenté floristique que l'on observe à l'heure actuelle.

Il nous semble que ce raisonnement doit être réexaminé à la lumière des données palynologiques récentes. L'ampleur des migrations steppiques en Europe occidentale, qui ont largement débordé le cadre alpin, nous oblige à admettre que des échanges ont pu se produire à travers des territoires qui aujourd'hui ne portent plus de trace de ce passage. Les lacunes floristiques sur certains itinéraires possibles s'expliquent par un climat devenu défavorable. D'autre part les parentés qu'on observe aujourd'hui entre la flore de deux vallées dépendent trop des conditions d'environnement présentes pour offrir une base quantitative à la reconstitution de leurs liens passés. C'est donc plutôt dans la répartition significative de certains taxons que nous allons chercher la clé d'un scénario plausible.

Nous nous proposons ici de passer en revue les hypothèses concernant la mise en place de ces biocénoses, à la lumière de leurs liens actuels de parenté floristique et faunistique, mais aussi de l'histoire de la végétation, telle qu'elle peut être esquissée à l'aide de la palynologie.

L'ÉVIDENCE DES LIENS DE PARENTÉ ACTUELS

Nous nous limiterons ici à l'examen des pelouses calcaires. Les steppes acidophiles sont beaucoup plus rares et se prêtent donc moins bien à la comparaison entre différentes régions. Le cercle géographique considéré comprend les vallées intra-alpines sèches du Briançonnais au Vintschgau, le bassin lémanique et le pied du Jura suisse. Les associations végétales considérées appartiennent à l'*Alyso-Sedion* (marges rocheuses riches en annuelles), au *Stipo-Poion* s.l. (pelouses steppiques intra-alpines) et au *Xerobromion* (pelouses très sèches et thermophiles d'Europe moyenne). Il s'agit des groupements étudiés par BRAUN-BLANQUET (1936, 1959, 1961), GALLANDAT (1972), KORNECK (1975), PERRET-GENTIL & PIGUET (1977), WEBER (1956, 1958), p.p., ZOLLER (1954 p.p. et notes non publiées) et par l'auteur (DELARZE 1986).

Diverses analyses multivariées (en particulier l'analyse factorielle des correspondances) ont permis d'ordonner ces groupements sur le tableau 1, en fonction des liens de parenté de leur cortège floristique. Seules les espèces les plus marquantes ont été reportées dans le tableau, mais des tendances différentielles semblables s'observent chez les compagnes.

Les groupements valaisans se situent, géographiquement et floristiquement, dans une position intermédiaire entre les vallées intra-alpines occidentales (Susa, Durance, Maurienne, Tarentaise, Aoste), soumises à un régime subméditerranéen (été sec), et les régions exposées à des précipitations estivales plus régulières (Jura, Grisons, Vintschgau).

Dans la première partie du tableau, on passe d'un climat oro-méditerranéen continental à un climat continental plus rude (Valais central, Aoste, Maurienne), mais toujours marqué par une importante évapo-transpiration estivale. Ce groupe correspond partiellement au *Stipo-Poion carniolicae*, il est caractérisé par des espèces d'origine méditerranéenne (SCHMID, 1936), qui se raréfient fortement au Nord des Alpes; elles sont marquées par le symbole (●) dans le tableau 1.

S'ajoutent à cette liste les différentielles moins strictes, mais dont le centre de gravité reste au Sud des Alpes; elles sont marquées par un (○) dans le tableau 1. Plusieurs sont des thérophytes calciphiles (*Alyssum alyssoides*, *Minuartia rubra*, *Hornungia petraea*), ou d'autres espèces liées à des sols peu évolués: *Leontodon crispus*, *Ononis pusilla*, *Koeleria vallesiana*, *Hyssopus officinalis*. A noter que beaucoup sont des éléments pontico-sarmatiques plutôt que méditerranéens (SCHMID, 1936): *Achillea setacea*, *Astragalus onobrychis*, *Silene otites*, *Festuca valesiaca*.

Dans la partie droite du tableau, les groupements sont répartis en fonction de la continentalité décroissante, du Valais au Jura suisse en passant par le Vintschgau, le Domleschg (Grisons) et le Chablais vaudois.

Les différentielles des régions à été pluvieux ont des affinités pour des sols bien arrosés et humiques (lessivage plus prononcé, minéralisation moins poussée en climat plus froid). La plupart d'entre elles sont aussi présentes dans les pelouses valaisannes, mais ont leur optimum dans des groupements mésophiles, comme le *Cirsio-Brachypodium* et même le *Mesobromion*: *Carex caryophyllea*, *Galium verum*, *Medicago falcata*, *Orchis morio*, *Trifolium montanum*, et bien d'autres, indiquées par le symbole (*) dans le tableau 1. Beaucoup de ces espèces évitent les steppes ouvertes, mais peuvent se trouver dans les mosaïques des forêts-steppes (SCHMID, 1936): *Aster linosyris*, *Pulsatilla montana*, *Seseli annuum*.

S'ajoutent à cette catégorie les transgressives des ourlets forestiers (*Origanetalia*), marquées d'un (+) dans le tableau 1.

Tableau 1: pelouses calcaires du Valais et des régions limitrophes

[illegible]

1-5: Vallée de la Durance

- 1 Koelerio-Astragalietum Br.-Bl. 1961 p.p
2 Koelerio-Astragalietum Br.-Bl. 1961 p.p
3 Koelerio-Astragalietum Br.-Bl. 1961 p.p
4 Festuco-Poetum Br.-Bl. 1961 p.p
5 Festuco-Poetum Br.-Bl. 1961 p.p

6-9: Val de Susa

- 6 Koelerio-Helianthemetum Br.-Bl.1961
7 Trinio-Stipetum Br.-Bl.1961
8 Contorto-Diplachnetum Br.-Bl.1961 p.p
9 Contorto-Diplachnetum Br.-Bl.1961 p.p

10: Val de Romanche: Crupino-Stipetum capillatae Br.-Bl. 1961

11-15: Maurienne

- 11 Stipo-Sedetum Br.-Bl.1961
12 Bromo-Koelerietum Br.-Bl.1961 p.p
13 Bromo-Koelerietum Br.-Bl.1961 p.p
14 Stipo-Poetum Br.-Bl.1961
15 Fulgensio-Koelerietum Br.-Bl.1961

16: Val d'Aoste: Koelerio-Onosmetum Br.-Bl.1961 p.p

17-34: Valais

- 17 Fulgensio-Koelerietum Br. -81.1961
18 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 coronilletosum Delarze prov.
19 Ephedro-Artemisietum ephedretosum Br. -81.1961
20 Ephedro-Artemisietum (variante froide)
21 Ephedro-Artemisietum (variante sur cristallin)
22 Ephedro-Artemisietum stipetosum Br.-81.1961
23 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 (variante sur à Bromus erectus)
24 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 (variante sur rocher calcaire)
25 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 Koelerietum n.p.
26 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 (variante à Feucium botrys)
27 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 (variante à Festuca ovina s.l.)
28 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 (variante à Stipa capillata)
29 Koelerio-Stipetum Br.-81.1961 (variante à Ononis natrix)
30 Pulsatillo-Brometum Br.-81.1961 linosyretosum
31 Pulsatillo-Brometum Br.-81.1961 adonidetosum
32 Astragalo-Brachypodietum Br.-81.1961
33 Pulsatillo-Brometum, tendance subatlantique
34 Groupement à Brachypodium et Peucedanum cervaria Delarze prov.
35 Xerobromion à Biscutella laevigata Delarze prov.

36-40: Vintschgau, Adige, Val Müstair

- 36 Festuco-Poietum xerophilae Br.-Bl. 1961, variante calcaire à Ephedra
37 Festuco-Caricetum supinae Br.-Bl. 1961 p.p.
38 Festuco-Caricetum supinae Br.-Bl. 1961 p.p.
39 Festuco-Caricetum supinae Br.-Bl. 1961 p.p.
40 Fumano-Andropogonetum Br.-Bl. 1961

41-44: Grisons rhénans

- 41 Xerobrometum raeticum Br.-Bl.1961 p.p.
42 Xerobrometum raeticum Br.-Bl.1961 p.p.
43 Teucrio-Caricetum Br.-Bl.1961
44 Xerobrometum raeticum Br.-Bl.1961 p.p

45-47: Chablais vaudois

- 45 Koelerio-Stipetum Br.-Bl.1961 onosmetosum vaudensis Delarze prov.
46 Trinio-Stipetum Br.-Bl.1961 stipetosum Delarze prov.p.p.
47 Trinio-Stipetum Br.-Bl.1961 stipetosum Delarze prov.p.p.

48-52: Jura suisse

- 48 Teucrio-Xerobrometum Zoller 1954 p.p.
49 Teucrio-Xerobrometum Zoller faciès du Mauremont
50 Xerobromion sensu Weber 1958, faciès genevois
51 "Initialstadien", La Sarraz (Zoller 1954)
52 Teucrio-Xerobrometum Zoller 1954 p.p.

Quelques plantes caractérisent les syntaxons orientaux (symbole (←) dans le tableau 1: *Poa molinerii*, *Seseli varium*, *Centaurea maculosa* ssp. *rehnana*, *Carex supina*, *Festuca sulcata*. On note aussi l'absence d'*Asperula aristata* et d'*Achillea setacea*. Ces singularités sont liées à l'influence biogéographique du bassin du Danube.

Le Valais apparaît donc au point de vue géographique et écologique comme une charnière entre les pelouses du Val d'Aoste et du Dauphiné, incontestablement tournées vers le monde méditerranéen, et celles, plus septentrionales, ouvertes aux influences médio-européennes, voire rhénano-danubiennes.

CHRONOLOGIE CLIMATIQUE

Si le climat actuel des «îles de continentalité» permet de comprendre comment des espèces «exotiques» subsistent dans les refuges intra-alpins, on sait encore peu de choses sur les circonstances de leur arrivée. Les renseignements que nous procure la palynologie (WEGMÜLLER, 1966; 1967; WELTEN, 1982; GAILLARD, 1984) et la géologie du quaternaire récent (BURRI, 1974; AUBERT, 1979) sont encore trop fragmentaires pour reconstituer avec certitude les conditions climatiques qui ont présidé à la recolonisation. On a encore moins de traces de la végétation de nunataks, les milieux propices à la conservation des pollens y faisant défaut. Pourtant un certain nombre d'indices montrent que la végétation steppique a une histoire chargée.

La végétation pendant la glaciation

En Europe

Le contenu pollinique du début des séries sédimentaires en Europe moyenne (Dryas I, début du Bölling) fournit un mélange déconcertant d'espèces arctiques et steppiques: *Dryas*, *Saxifraga oppositifolia*, *Salix polaris*, et *Betula nana* y côtoient *Ephedra*, *Artemisia* et des Chénopodiacées (halophiles?). Si les premières correspondent bien à la proximité des glaciers, les secondes, absentes des régions polaires scandinaves, posent un problème. Il faut aller en Sibérie orientale pour retrouver le climat qui permet cette curieuse coexistence. Dans cette région froide, caractérisée par des conditions très sèches

et continentales, c'est le microrelief du sol qui détermine la formation de mosaïques végétales: les pentes ensoleillées et bien drainées abritent des plantes steppiques, alors que les dépressions et les revers sont occupés par une toundra à arbrisseaux nains. WALTER & BRECKLE (1985) attribuent au réchauffement superficiel du sol par insolation directe un rôle déterminant dans cette répartition.

Ce modèle nous permet de mieux comprendre pourquoi l'étude des macrorestes ne livre guère que des éléments artico-alpins, dont les débris se sont bien conservés dans les terres basses (alluvions, dépressions) où elles dominaient, alors que dans les pentes ensoleillées et bien drainées, les fragments végétaux étaient beaucoup plus rarement conservés. Une analyse spécifique des loess de Basse-Autriche a d'ailleurs montré que leur végétation était une steppe et non une toundra à l'époque glaciaire (FRENZEL 1964). La palynologie indique qu'une steppe riche en Armoises et Chénopodiacées, accompagnées d'autres espèces de sols minéraux, comme *Armeria*, *Ephedra*, et *Scleranthus*, devait être répandue dans toute l'Europe jusqu'au littoral méditerranéen (LANG, 1970).

L'interprétation écologique des données palynologiques donne donc à penser que l'Europe connut, en marge de la calotte würmienne, des conditions climatiques très sèches et continentales.

La situation en Valais

D'après les reconstitutions de la calotte au maximum du Würm (Jäckli in IMHOF, 1965-78), seuls émergeaient des glaces les sommets dépassant 1500 m dans les Préalpes, 2000 à 3000 m des Alpes externes aux Alpes internes. Des températures moyennes très basses maintenaient la limite des neiges vers 1500-1600 m (HANTKE, 1980). Ces faits impliquent la disparition totale des thermophiles en Valais au plus fort de la glaciation würmienne. On ne peut par contre pas exclure que des éléments résistants au froid aient pu se maintenir sur les nunataks qui dominaient la calotte (fig.1). Ce fut le cas pour le Gornergrat et Findeln (RICHARD, 1985). GAMS (1927b, 1929) voit la preuve des nunataks dans la répartition de certaines espèces: *Ranunculus thora* (Grammont), *Saxifraga diapensioides* (Pierre Avoi), *S. cernua* (chaîne bernoise) et *Juniperus sabina* (Six Carro, Massif du M^t Rose). PAWLOWSKI (1970) admet que plusieurs endémiques des Alpes centrales se sont différenciés sur des nunataks.



Fig. 1. Carte des nunataks au maximum du Würm (d'après Jäckli in IMHOF 1965-78). En noir: pentes tournées vers le Sud, refuge potentiel d'espèces steppiques. En gris: surfaces tournées vers le Sud-Ouest ou situées en-dessous de la limite des neiges pérennes, qui étaient vraisemblablement recouvertes de végétation.

Les espèces les plus concernées par cette possibilité sont les saxicoles, qui par leur écologie échappent aux influences sélectives de l'altitude (BRAUN-BLANQUET, 1948, PAWLOWSKI 1970). Ces plantes ont sans doute pu franchir très tôt les cols les plus élevés, voire se maintenir dans des situations orographiques exceptionnelles sur des falaises épargnées par la glaciation. Cette amplitude altitudinale considérable leur permet aujourd'hui de descendre par endroits jusqu'au niveau de la plaine: c'est le cas pour *Juniperus sabina*, qui descend du Six Carro jusqu'aux Follaterres, et qui abonde sur le coteau de Brig. Par contre, leur écologie spécialisée empêche souvent les saxicoles de traverser les fonds de vallées. Ce confinement est illustré par l'exemple de *Festuca acuminata*: cette acidophile est répandue sur la rive gauche du Rhône, mais fait défaut sur la rive droite en aval de Sierre, même sur les substrats cristallins susceptibles de l'accueillir.

Les nunataks ont-ils joué un rôle pour la végétation steppique? Plusieurs arguments plaident en faveur de cette hypothèse.

Le premier point concerne la curieuse répartition de certaines plantes à affinités steppiques, qui ne semble pas pouvoir s'expliquer par les seuls effets du climat actuel. Le fait que leur centre de gravité se trouve *au-dessus* de la limite des anciens glaciers nous fait supposer qu'elles représentent une flore très ancienne, qui s'est répandue alors que les vallées étaient encore engorgées par les glaces. Ces plantes, liées à des sols très superficiels, n'occupent que quelques secteurs d'altitude. Leurs rares stations abyssales sont reliées aux populations élevées par des cours d'eau ou des falaises rocheuses. Parmi ces espèces à distribution très morcelée, citons *Allium strictum*, *Astragalus exscapus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Juniperus sabina*, *Poa xerophila*, *Oxytropis halleri* ssp. *villososericea*, *Plantago serpentina*, *Silene flos-jovis*, *Silene vallesia*, *Armeria alpina*, et, encore plus localisées: *Armeria alliacea* (Val d'Hérens), *Pulsatilla halleri*, *Alyssum alpestre*, *Melica transsilvanica*, *Androsace septentrionalis* (Vispertäler) et *Dracocephalum austriacum* (Chaîne bernoise).

Ces espèces ont pu subsister en Valais pendant les glaciations ou l'on gagné au début du tardi-glaciaire, en suivant les massifs d'altitude dégagés de glaces. Beaucoup d'entre elles ont laissé des populations dans le Val d'Aoste, la Haute Maurienne et la région du M^t Cenis. Par contre elles manquent à l'Est du Valais, comme les massifs susceptibles de les abriter. Quelques données palynologiques indiquent que ces éléments steppiques orophiles n'ont fait que régresser

depuis le Bölling, pour ne plus occuper à l'heure actuelle que les quelques refuges que nous leur connaissons.

Le second argument tient au fait que certaines plantes du *Stipo-Poion carniolicae* croissent encore aujourd'hui à des altitudes élevées, voire au-dessus des glaciers penniques: *Poa perconcinna* (= *carniolica*) 2500 m, *Stipa eriocaulis* 2700 m, *Koeleria gracilis* 2730 m, *Carex liparocarpos* 2900 m, *Veronica verna* 2720 m, *Campanula spicata* 3130 m, *Erysimum helveticum* 2700 m, *Myosotis stricta* 2610 m, etc. (CHRIST, 1920; BECHERER, 1958; BRAUN-BLANQUET, 1961; RICHARD, 1984-1985).

CHRIST (1907) a déjà relevé que les régions les plus riches à cet égard (Zermatt, Engadine) sont caractérisées par leur sécheresse et par un ensoleillement intense, bien plus que par un climat doux. Les pentes tournées vers le Sud y connaissent des microclimats propices à la présence d'espèces steppiques à cycle court (*Astragalus exscapus*, *Stipa eriocaulis*, *S. joannis*, thérophytes vernaes). Or ces particularités devaient être beaucoup plus répandues en altitude à l'époque glaciaire, ou du moins dès la fin du Dryas I (14000-13000 BP).

Le problème d'Ephedra

Peut-on imaginer que des espèces aujourd'hui confinées dans les pelouses steppiques les plus chaudes (*Ephedra helvetica*, *Artemisia vallesiaca*, ainsi que *Kochia prostrata* dans le Val d'Aoste) végétaient pendant le Würm aux abords des glaciers, voire sur les nunataks alpins? Les déterminations palynologiques s'arrêtant généralement à un niveau supraspécifique, on est réduit à des suppositions. Pourtant cette hypothèse est plausible: en effet *Adonis vernalis*, *Ephedra distachya*, *Artemisia maritima*, (souche de *A. vallesiaca*), *Kochia prostrata* s'accommodent de températures moyennes proches de 0°C en Sibérie (WALTER, 1974), du fait que le climat est très sec (moins de 400 mm/an) et contrasté (min. abs. de l'ordre de -50°C). Il est vraisemblable que la pénétration en Europe de ces espèces d'origine asiatique date d'avant le réchauffement postglaciaire. Cette migration vers l'Ouest mène *Adonis vernalis* jusque dans les Causses et les hauts-plateaux ibères, *Stipa joannis* dans les Alpes maritimes, *Astragalus exscapus* et *Trisetum cavanillesii* jusque dans la Sierra Nevada.

Le cas d'*Ephedra distachya* illustre l'importance de cette combinaison entre les facteurs thermiques et hydriques: si ce taxon est au-

jourd'hui confiné à la partie la plus chaude du Valais central, c'est moins par besoin de chaleur que grâce au bilan ombrothermique, qui détermine une période de végétation très courte et limite la concurrence.

Comme beaucoup d'espèces steppiques, *Ephedra* tolère d'autant mieux les basses températures que le climat est sec (DAGET, 1977). L'espèce était présente dans toute l'Europe jusqu'en Scandinavie au Glaciaire et Tardiglaciaire (WELTEN, 1957; HUNTLEY & BIRKS, 1983). Aujourd'hui elle a une répartition beaucoup plus méridionale: sur la façade atlantique, elle remonte jusqu'en Bretagne, comme beaucoup d'espèces d'irradiation méditerranéenne (MEUSEL & *al.*, 1965). Elle y est strictement liée aux dunes littorales, milieu azonale très drainant, qui atténue les effets d'une pluviosité abondante. Dans les vallées alpines, *E. distachya s.l.* ne se rencontre que dans les pôles xérothermiques (pluviosité de l'ordre de 600 mm, température moyenne annuelle approchant 9°C): Valais central (où elle ne dépasse guère 1000 m d'altitude), Val d'Aoste, Vintschgau, Susa. L'espèce se comporte donc en Europe occidentale comme une espèce thermophile. Plus à l'Est pourtant, avec la diminution de la pluviosité et l'augmentation de la continentalité, elle tolère des climats de plus en plus froids (selon WALTER, 1974; WALTER & *al.*, 1983):

Terrasse de la Dniepr (Samara): T = 7°C (moy. annuelle), P = 450 mm

Astrakan: T = 6°C, P = 300 mm

Kasakstan: T = 3 à 5°C, P = 250 mm

Hauts-plateaux du Tibet: T = -3 à -5°C, P = 100 mm env.

Dans le cas de la population valaisanne d'*Ephedra*, on a peut-être affaire à des vestiges en lente régression, dont une partie de l'aire actuelle n'est maintenue que par reproduction végétative. En effet, en marge de l'aire, les stations de l'espèce sont souvent constituées de très peu de pieds (observation rendue possible par le fait que l'espèce est dioïque). Par contre un seul individu peut avoir peu à peu colonisé une assez grande surface, indiquant un âge avancé. Il arrive que la plante calcicole enfonce ses racines dans des fentes de rochers alors qu'on ne trouve aucune trace de calcaire à la surface (rochers des Follaterres, Mazembroz, Longeborgne). L'espèce se trouve alors dans des groupements végétaux incongrus (NICOLLIER, 1980).

Le degré avancé de différenciation de certains taxons intra-alpins confirme cette impression d'ancienneté: *Ephedra distachya ssp. hel-*



Fig. 2. Reconstitution hypothétique de la végétation des nunataks: les alluvions et les bas de pentes sont colonisés par une flore arctico-alpine (*Saxifraga oppositifolia*, *Dryas octopetala*, *Carex bicolor*...), alors que les pentes exposées au Sud abritent des éléments steppiques (*Ephedra*, *Artemisia*, *Armenia*, *Juniperus sabina*...).

vetica, *Artemisia vallesiaca* montrent que l'histoire des peuplements steppiques occidentaux remonte loin dans le passé, et résulte peut-être d'un isolement sur les nunataks, comme le laissent supposer certaines observations polliniques (fig.2).

L'importance de ce contingent d'espèces ayant subsisté en Valais pendant les glaciations, ou du moins ayant très tôt reconquis les pentes d'altitude, alors que les vallées étaient encore noyées dans les glaces, a sans doute été sous-estimée. Mais il n'en reste pas moins que la plupart des espèces thermophiles de la flore valaisanne sont des immigrées de date relativement récente (13000 BP au plus tôt).

Le Tardiglaciaire ou l'âge d'or des héliophiles

Plusieurs observations indépendantes (SANCETTA & *al.*, 1973; ELCHER & SIEGENTHALER, 1976) concluent à une brusque augmentation des températures vers 14000-13000 BP, responsable du démantèlement rapide de l'appareil glaciaire.

Les datations ^{14}C des débuts de la sédimentation dans les sondages polliniques valaisans permettent d'évaluer à quelle époque le glacier s'est retiré en divers points du Valais (synthèse dans GALLAY, 1983). Ces données confirment la libération précoce de la vallée du Rhône (le profil du Mont Orge, WELTEN, 1977, remonte jusqu'au Bölling); par contre une partie des vallées latérales pourrait avoir été englacée jusqu'à la fin du Dryas III (10000 BP).

L'étude de la dynamique des glaciers actuels montre que ce sont principalement les températures estivales qui sont responsables de ces fluctuations. D'après des évaluations basées sur les coléoptères fossiles (COOPE, 1975) et sur la palynologie (voir WEGMÜLLER, 1977), les températures de juillet étaient à quelques degrés près celles d'aujourd'hui. Par contre, les neiges persistantes semblent s'être maintenues entre 350 et 450 m au-dessous des limites actuelles, indiquant une moyenne de température restée très basse (HANTKE, 1980, voir aussi WELTEN (1979) pour le Nord des Alpes).

Cette oscillation thermique, conjuguée avec l'absence de concurrence des arbres (qui réagissent beaucoup plus lentement aux améliorations climatiques), a offert des conditions exceptionnelles aux herbacées thermophiles, qui remontent alors jusqu'en Scandinavie: *Linum tenuifolium*, *Trinia* type *glauca*, *Eryngium* type *campestre*, *Seseli* type *libanotis* (Gaillard, com. pers.). Pourtant les témoins thermi-

ques au niveau méso-climatique (arbres, plantes de marais) font encore défaut. Ce fait semble confirmer que les microclimats au niveau du sol, directement dépendants de la nature de celui-ci et de l'insolation, ont pu jouer un rôle déterminant, comme c'est encore le cas aujourd'hui dans l'îlot continental du Valais central. Il est probable que de nombreuses oro-méditerranéennes héliophiles, comme *Coronilla minima*, *Koeleria vallesiana*, aient atteint le Valais vers cette époque.

Le déclin des pionnières herbacées s'amorce très tôt, avec l'essor d'*Hippophae*, *Juniperus*, *Betula*, puis *Pinus*. Dès l'Alleröd (12000-11000 BP), la vallée du Rhône sera occupée par la pinède. Celle-ci s'y maintiendra malgré la péjoration du Dryas III (11000-10000 BP, WELTEN, 1982).

L'Holocène, ou la peau de chagrin

Les données récentes appuient l'hypothèse de SCHMID (1936), selon laquelle l'immigration des éléments les plus xérophiles de notre flore remonte au début de la débâcle glaciaire (\approx 13000 BP). L'auteur pense que cette mise en place n'était déjà plus possible après le Dryas III (10000 BP), car à cette époque le développement de la forêt faisait barrière au passage des herbacées héliophiles (i.e. ralentissement énorme de la vitesse de progression), et permettait au mieux l'essor des espèces les moins héliophiles de la «Waldsteppe».

En effet, le Préboréal (10000-9000 BP) voit apparaître des éléments thermophiles non liés aux microclimats des sols ensoleillés. Ces plantes (*Viscum*, *Vitis*, *Ilex*, *Hedera*, *Trapa*, *Cladium*) indiquent un réchauffement macroclimatique important (GAMS, 1929; GAILLARD, 1984). Leur apparition et l'extension de la forêt correspondent à une élévation des minima hivernaux et à un étalement de la période de végétation (IVERSEN, 1944). Cet adoucissement va condamner les groupements steppiques à une disparition presque totale, comme le montre la forte régression des herbacées, dans les diagrammes polliniques et la disparition de nombreuses espèces xérophiles steppiques (*Armeria*, *Trinia*, etc).

Il est cependant probable qu'au cours des phases chaudes de l'Holocène (Boréal, Atlantique) quelques thermophiles retardataires, comme *Cleistogenes (Diplachne) serotina*, soient venues enrichir le cortège des pelouses valaisannes. Les divagations du Rhône laissaient en effet un corridor de sols minéraux offerts à la colonisation

des pionnières. Cette situation s'est d'ailleurs perpétuée jusqu'à l'endigement du fleuve et de ses affluents (PATOUP & GIREL, 1984). D'autre part l'élévation des ceintures de végétation (la forêt aurait atteint 2400 m dans le Valais central à l'Atlantique selon GALLAY, 1983) a pu favoriser le passage d'éléments orophiles depuis le versant sud des Alpes. Cette éventualité sera discutée plus loin.

LES HYPOTHÈSES CONCERNANT LA RECOLONISATION POSTGLACIAIRE

Pour les espèces qui colonisent le Valais libéré de glaces, les trajectoires possibles peuvent être regroupées de la manière suivante:

- 1) recolonisation à partir de populations s'étant maintenues sur les nunataks ou les ayant colonisés vers la fin du Dryas I.
- 2) voie transalpine méridionale (bassin du Pô):
avec le Val d'Aoste Col du St-Bernard (2469 m),
Cols du Collon, du Théodule, etc, > 2500 m,
avec l'Insubrie Col du Simplon (2005 m),
Col du Nufenen (2478 m), Col de l'Halbrunn.
- 3) voie transalpine orientale (bassins du Rhin et du Danube):
Col de la Furka (2431 m) et de l'Oberalp (2044 m).
- 4) voie occidentale (bassin rhodanien):
Vallée de l'Arve par le Pas de Morgins (1370 m) ou par les cols des Montets (1461 m) - Forclaz (1526 m),
Vallée du Rhône par le bassin lémanique.

Le premier cas a déjà été évoqué plus haut. Examinons maintenant les échanges avec les bassins fluviaux. La fig. 2 illustre les voies de passage de basse altitude (< 2000 m).

La liaison avec le Val d'Aoste

La thèse d'échanges importants avec le Val d'Aoste a été défendue par la plupart des auteurs (JACCARD, 1900; CHRIST, 1907, 1920; GUYOT, 1935; RYTZ, 1951). Ces deux vallées ont en effet en commun de nombreuses espèces, en particulier des xérophiles et des thermophiles, rares ou absentes à l'Ouest des Dents du Midi: *Artemisia val-*

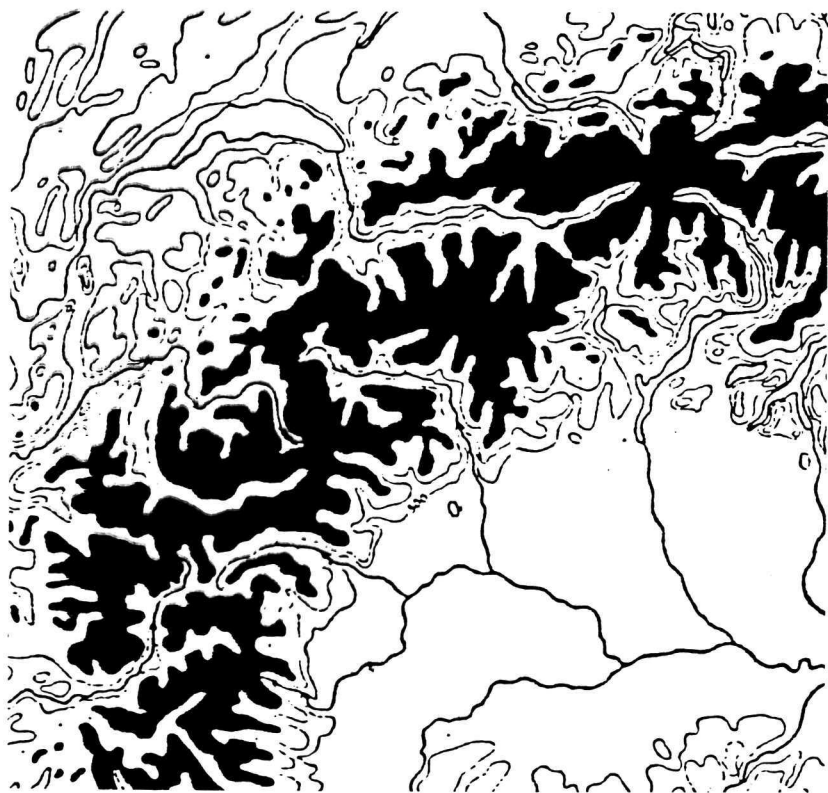


Fig. 3. Les zones de contact d'altitude inférieure à 2000 m.

lesiaca, *Ephedra helvetica*, *Trisetum cavanillesii*, *Campanula spicata*, *Saxifraga bulbifera*, *Erysimum virgatum*. CHRIST (1920) souligne que les autres régions limitrophes montrent beaucoup moins de relations avec le Valais continental: seule la Maurienne rivalise avec le Val d'Aoste, mais cette vallée est séparée du Valais par la Tarentaise, beaucoup plus pauvre.

On sait par ailleurs que dès son installation en Valais, datée de l'Atlantique, l'homme franchit les cols penniques. Ce trafic transalpin est attesté par la trouvaille d'objets de commerce préhistorique sur la route du Théodule et du Collon, passages rendus actuellement impraticables par les glaces. Les cultures valaisannes empruntent d'ailleurs plusieurs particularités à leurs contemporaines du Val d'Aoste, suggérant des échanges plus intenses par dessus les Alpes qu'avec le bassin lémanique au Néolithique ancien (dès 5500 BP,

GALLAY & *al.*, 1983). Malgré les péjorations climatiques, ces échanges ne semblent jamais s'être interrompus complètement (BOCKSBERGER, 1964; SAUTER, 1968; GALLAY, 1983). On peut imaginer que des transports de végétaux, volontaires ou non, ont pu intervenir au cours des millénaires qui nous séparent du Néolithique. L'agriculture naissante, en ouvrant des clairières dans les forêts du coteau, a favorisé la recrudescence des pionnières (WELTEN, 1977). C'est sans doute ainsi que se sont naturalisées certaines rudérales et quelques plantes attractives: *Tulipa grengiolensis*, *Iris germanica*, *Cheiranthus cheirii*, *Ruta graveolens*, *Pisum elatius*.

Pourtant certains faits semblent indiquer que, pour la végétation steppique, les échanges n'ont pas été aussi importants que l'ont supposé les auteurs anciens.

Ce sont d'abord les différences floristiques entre le Val d'Aoste et le Valais, qui ne peuvent pas toutes être attribuées à des différences de régime climatique. *Adonis vernalis*, *Gagea saxatilis*, *Aethionema saxatile*, *Buffonia paniculata*, *Ranunculus gramineus* et plusieurs autres manquent au Val d'Aoste, alors qu'*Astragalus alopecuroides*, *Kochia prostrata*, *Erysimum diffusum* (= *canescens*) et *Inula montana* sont absents du Valais. L'*Onosma helvetica* du Valais est remplacée par le taxon *cinerascens* au Val d'Aoste. Ces espèces sont certes exigeantes, mais elles se maintiendraient sans doute dans l'autre vallée si on les y implantait.

Une seconde remarque concerne l'importance de la barrière entre les deux vallées. Malgré l'élévation des ceintures de végétation durant l'Atlantique, l'altitude des cols qui relient le Valais au Val d'Aoste (le plus bas est le St-Bernard à 2475m) a probablement fait obstacle aux éléments strictement collinéens. CHRIST (1920) soutient que le Valais ne possède pas une flore relique, mais fait partie intégrante du grand réservoir du SW des Alpes (Susa, Aoste) avec lequel il est en contact malgré la chaîne pennique: il suffit à ses yeux de constater la vitalité pionnière des plantes steppiques dans les zones perturbées du Valais central (talus de chemins de fer) et leur extension altitudinale pour admettre que des échanges transalpins sont responsables de cette parenté. Par conséquent il ne serait même pas nécessaire d'invoquer une période xérothermique postwürmienne pour expliquer la colonisation du Valais.

Cette position ne nous paraît pas défendable pour les espèces strictement thermophiles. A notre avis l'origine des populations valaisannes d'*Alyssoides utriculatum* (limite altitudinale connue:

1525m), *Coronilla minima* (1300), *Telephium imperati* (1500) et *Helianthemum salicifolium* (850m, d'après JACCARD, 1895; BECHERER, 1958, 1972) doit être cherchée ailleurs.

Un passage direct du Val d'Aoste reste donc conjectural et n'a peut-être concerné que des espèces par ailleurs répandues en Europe à la fin du Würm. Pour ce qui est des étages inférieurs, la parenté du Val d'Aoste et du Valais semble résulter d'un héritage tardiglaciaire commun et d'un climat semblable plutôt que d'échanges transalpins privilégiés. Ce point de vue élargit au secteur continental de basse altitude les constatations faites par GUYOT (1931) pour les secteurs à climat subatlantique de ces deux vallées (St-Gingolph-Martigny et Ivrea-St-Vincent): chacune a ses particularités floristiques, organisées en associations steppiques vicariantes (BRAUN-BLANQUET, 1961).

Le Simplon

Des cols qui relient le Valais au Sud ou à l'Est, un seul semble avoir été assez bas pour permettre le passage d'un nombre important d'espèces vivant dans les pelouses sèches: le Simplon, à 2005m. C'est à partir de ce col qu'on observe des plantes du Sud des Alpes qui débordent dans le Haut-Valais: *Minuartia mutabilis* et *M. viscosa*, *Rorippa pyrenaica*, *Aethionema saxatile*, *Onosma arenaria ssp pennina*, *Knautia purpurea*, *Galium vernum*, *Centaurea triumfetti*, *Tulipa australis*, *Carex ericetorum*, *Peucedanum krapfii*, *Silene saxifraga*, *Matthiola vallesiaca* (la variété *pedemontana* Conti du Val d'Aoste ne se retrouve qu'en Haute Maurienne selon HESS & al., 1980).

Bien que certaines soient fidèles aux pelouses sèches, ces espèces venant du Sud-Est n'ont pas de lien avec l'alliance orientale du *Stipo-Poion xerophilae*. Les espèces orientales de cette alliance manquent au Valais (*Seseli austriacum*, *Potentilla arenaria*, *Festuca sulcata*, *Centaurea rhenana-mureti*, *Verbascum austriacum*, *Carex supina*), et n'ont sans doute pas pu traverser l'Insubrie très précocement boisée. Seul *Poa xerophila* est présent, mais cette espèce se rattache à l'héritage tardiglaciaire évoqué plus haut: elle se retrouve également dans les groupements orophiles du bassin de la Durance (*Festuco-Poetum carniolicae* Br.-Bl.61 du Queyras).

La voie rhodanienne

De nombreux indices

La vallée du Rhône offre l'itinéraire le plus naturel aux espèces thermophiles qui s'étaient réfugiées dans le Sud au plus fort des glaciations. En outre la présence, au Sud-Ouest de la chaîne des Alpes, de nombreuses espèces d'affinités orientales laisse penser que cet élément pontique peut également avoir gagné le valais par la voie rhodanienne, à partir de populations occidentales würmiennes. La présence dans le canton de *Ranunculus gramineus*, *Buffonia paniculata*, *Arabis muralis*, *Nepeta nuda*, *Adonis vernalis* et *Gagea saxatilis* indique une parenté certaine avec le bassin rhodanien : elles sont absentes de l'Italie du Nord, mais existent en France.

Nombre de colonies relictées d'espèces xérothermophiles jalonnent l'itinéraire d'Annecy aux portes du Valais (DURANT et PITTIER, 1882; CHODAT, 1902; BRIQUET, 1890, 1906; BEAUVERD, 1905, 1906; CHARPIN & JORDAN, 1981, bibliographie complète dans CHARPIN & MORAND, 1978). Parmi les subméditerranéennes, citons :

<i>Anacamptis pyramidalis</i>	<i>Leontodon crispus</i>
<i>Arabis muralis</i>	<i>Lychnis coronaria</i>
<i>Astragalus monspessulanus</i> et <i>A. cicer</i>	<i>Minuartia rubra</i> et <i>M. hybrida</i>
<i>Carex hallerana</i>	<i>Nepeta nuda</i>
<i>Ceterach officinarum</i>	<i>Ononis natrix</i> et <i>O. pusilla</i>
<i>Chondrilla juncea</i>	<i>Orchis morio</i> et <i>O. coriophora</i>
<i>Cleistogenes serotina</i>	<i>Orlaya grandiflora</i>
<i>Genista tinctoria</i>	<i>Petrorhagia saxifraga</i>
<i>Hieracium lanatum</i>	<i>Scleranthus verticillatus</i>
<i>Hornungia petraea</i>	<i>Seseli annuum</i>
<i>Hyssopus officinalis</i>	<i>Silene armeria</i>
<i>Koeleria valesiana</i>	<i>Teucrium botrys</i>
<i>Lactuca viminea</i>	<i>Trinia glauca</i>

Les espèces continentales sont représentées par :

<i>Achillea nobilis</i>	<i>Onobrychis arenaria</i>
<i>Agropyron intermedium</i>	<i>Scorzonera austriaca</i>
<i>Clypeola jonthlaspi</i>	<i>Silene otites</i>
<i>Euphorbia seguieriana</i>	<i>Stipa capillata</i>
<i>Festuca valesiaca</i>	<i>Stipa eriocaulis</i>
<i>Veronica prostrata</i>	<i>Thesium linophyllon</i>

Les alluvions du Rhône ainsi que les dunes littorales du Léman (CHODAT, 1902; PLAGNAT, 1955) ont offert jusqu'à une époque récente des espaces ouverts propices aux pionnières steppiques. Les li-sières xérothermiques savoyardes, reliées par des cols de basse altitude au Chablais suisse (le plus élevé est le Pas de Morgin, à 1370 m) et au bassin des Dranses séparé de celui de l'Arve par le col de la For-claz (1526m), ont pu prendre le relais de la vallée du Rhône sur une certaine distance, comme l'attestent des populations isolées d'espèces xérophiles sur les rochers et dans les alluvions de l'Arve (DEFFER-RARD & FARILLE, 1982), du Giffre et de la Dranse: *Alyssoides utricu-latum*, *Festuca valesiaca*, *Lychnis coronaria*, *Saxifraga cotyledon*, *Nepeta nuda*, etc.

Le problème de la lacune lémanique

L'absence de nombreuses espèces entre le valais et le Dauphiné a incité la plupart des auteurs à minimiser l'importance de la voie rho-danienne. Pourtant cette lacune s'explique en partie par les condi-tions mésoclimatiques actuelles, très peu favorables aux steppiques, tant sur le plan thermique que pluviométrique (PRIMAULT, 1972; AN-DERSON & FARILLE, 1980; BOURRIT & FARILLE, 1982). Beaucoup de pionnières postglaciaires n'ont probablement fait que traverser cette région quand le climat leur était plus propice. Plusieurs autres ne se sont maintenues que dans des stations très réduites et ont longtemps passé inaperçues: *Festuca valesiaca* a été découverte en 1979 dans la vallée de l'Arve (CHARPIN & JORDAN, 1981). Certaines ont sans dou-te abandonné leurs refuges occidentaux au cours de cette migration. D'autres n'ont laissé que des traces indirectes de leur passage, comme l'*Onosma fastigiata* rhodanienne, qui par hybridogénèse avec l'*O. helvetica* valaisanne, a produit l'*Onosma vaudensis* de la Glaivaz (Ollon, VD) (voir GAMS, 1930; FAVARGER, 1971; BALL in TUTIN & al., 1964-80).

Onosma vaudensis est considérée par TEPPNER (1971) comme identique à *O. arena-ria ssp. pennina*; indépendamment, FAVARGER (1971), observe chez *O. vaudensis* les mêmes anomalies hybridogènes que chez *O. arenaria ssp. delphinensis* et *O. arenaria ssp. pennina*: méiose perturbée et $2N = 20$. Les parents sont probablement dans les deux cas *Onosma helvetica* et un taxon du groupe *fastigiata* (Favarger comm. pers.). Il s'agit à notre avis d'une convergence, et nous nous rallions à BRAUN-BLANQUET (1927), qui distingue *Onosma vaudensis* de *O. pennica* sur la base de nombreux critères mor-phologiques.

Les lacunes dans l'aire de répartition de ces espèces sont explicables en termes climatiques, mais aussi édaphiques: depuis la débâcle glaciaire, les sols ont évolué, permettant l'installation des plantes qui fuient les sols minéraux et qui manquaient à la première vague de colonisation tardiglaciaire. Par le jeu de la concurrence elles ont évincé les pionnières qui composaient la steppe à Armoises et Chénopodiacées. Le climat atlantique des Préalpes, en favorisant le lessivage et l'humification des sols, réduit le nombre de situations exceptionnelles où les pionnières ne sont pas inquiétées par la concurrence.

Dans la plupart de ces zones marginales, les conditions actuelles confinent les espèces xérophiles à proximité des falaises, et seules les plus saxiphiles se maintiennent. Les reliques les plus significatives sont associées à des sols minéraux, qui perpétuent localement les conditions édaphiques primitives: *Euphorbia seguieriana* dans les dunes de Sciez (Hte Savoie), *Onosma vaudensis* sur le gypse de la Glaivaz (VD), *Ranunculus gramineus* (autrefois aussi *Buffonia paniculata*) sur la dolomie et le gypse de la Plâtrière (St-Léonard), *Coronilla minima* sur les collines de l'éboulement de Finges, *Armeria alliacea* sur la serpentine et la quartzite de Ferpècle. Ces substrats sont connus pour leur caractère sélectif, qui favorise le maintien d'éléments relictuels (GAMS, 1929; DAJET & al., 1984).

On ne peut donc exclure que les conditions actuelles aient éliminé la plupart des témoins vivants d'un phénomène de grande ampleur, dont on a par ailleurs la trace fossile.

L'origine de la végétation steppique valaisanne

On trouve une confirmation de l'origine de la steppe valaisanne en examinant les liens du *Stipo-Poion carniolicae* avec la végétation oroméditerranéenne occidentale. L'importance des *Ononidetalia striatae* comme réservoir d'espèces pour les associations xérophiles médio-européennes a déjà été soulignée par ROYER (1984) pour le *Xerobromion*. La comparaison des pelouses valaisannes avec l'*Ononidion striatae* des Causses (BRAUN-BLANQUET, 1971) montre, parmi les espèces communes les plus typiques: *Stipa eriocalis*, *Koeleria vallesiana*, *Biscutella laevigata*, *Bunium bulbocastanum*, *Orchis coriophora*, *Euphorbia seguieriana*, *Ononis pusilla*, *Coronilla minima*, *Muscari comosum*, *Silene otites*, *Onosma echiodides ssp fastigiata*, *Peucedanum oreoselinum*, *Centaurea maculosa s.l.*, *Armeria alli-*

cea, *Koeleria macrantha* (= *gracilis*). On pourrait ajouter encore *Onobrychis arenaria* et *Adonis vernalis*, qui possèdent des populations relictuelles dans les Causses.

Le *Stipo-Poion* et le *Xerobromion* ont donc une origine commune: l'*Ononidion striatae*. Ces deux alliances ont d'ailleurs beaucoup de points communs dans le Sud de leur aire (*Inula montana*, *Helianthemum canum*, *H. apenninum*, *Thesium divaricatum*, *Trinia glauca*). Plus au Nord, la continentalité du *Stipo-Poion* permet l'apparition d'éléments différentiels, très rares ou absents dans la région méditerranéenne: *Artemisia vallesiaca*, *Ephedra helvetica*, *Adonis vernalis*, *Onobrychis arenaria*, *Festuca valesiaca*, *Pulsatilla montana* (très proche de la *P. rubra* des Causses selon HESS & *al.*, 1980). Ces espèces sont probablement aussi tributaires d'une liaison plus ancienne avec ces régions occidentales, dont les traces ont été effacées par l'océanisation du climat et l'évolution des sols.

Ce courant rhodanien domine fortement les pelouses calcaires du Valais jusqu'à Sierre, limite qui coïncide avec celle de la sphère d'influence du climat occidental (HAINARD, 1969). Pourtant c'est bien moins la différence des profils pluviométriques (insubriens en amont, atlantiques en aval) que les valeurs absolues des facteurs limitants (l'intensité de l'évapotranspiration aux périodes critiques et les contrastes thermiques) qui paraissent décisifs. En amont de Finges, les éléments typiques des sols minéraux calcaires (*Coronilla minima*, *Ephedra*, *Artemisia vallesiaca*, *Adonis vernalis*) sont progressivement remplacés par des éléments déalpins (*Erysimum helveticum*, *Matthiola*).

CONFIRMATION FAUNISTIQUE

Il était tentant de confronter notre hypothèse biogéographique, – origine essentiellement rhodanienne de la végétation steppique jusqu'à Finges –, conçue à partir de la flore, aux observations zoogéographiques qui peuvent être faites parallèlement, à partir des mêmes milieux. Notre discussion reposera à la fois sur des données de la littérature et sur l'inventaire faunistique de dix pelouses xérophiles réparties entre le Léman et Loèche (DELARZE, 1986). Les groupes faunistiques examinés pour cette comparaison ont été les Arachnides, les Diplodopes, les Orthoptères, les Hétéroptères, les Hyménoptères Formicidés et les Coléoptères.

Des conclusions sont malheureusement plus difficiles à tirer de l'entomofaune que de la flore. La distribution géographique des invertébrés est beaucoup moins bien connue que celle des végétaux, mis à part quelques groupes attractifs (Rhopalocères, Coléoptères p.p.). En outre la proportion des espèces à vaste répartition est en général plus grande que pour la flore (GLAUCKLER, 1957). Les principales exceptions, qui présentent un intérêt biogéographique particulier, se trouvent chez les Coléoptères.

La voie de passage : le Simplon, les cols penniques ou le défilé de St-Maurice ?

La faune du Valais possède une parenté évidente avec celle de la France: pratiquement tous les Arthropodes observés dans les pelouses du Valais collinéen existent en France. FAVRE et BUGNION (1890) admettent d'ailleurs que les Alpes forment une barrière infranchissable pour la majorité des espèces, qui ont selon ces auteurs colonisé le Valais par le défilé de St-Maurice. Seules quelques espèces de moyenne altitude paraissent avoir franchi le col du Simplon (*Bathysciola tarsalis* Kiesw entre autres, Scherler comm. pers.).

Les Orthoptères fournissent aussi quelques arguments allant dans le même sens: des espèces orientales présentes dans le bassin de l'Inn (*Tettigonia caudata*, *Bryodemus tuberculata*, voir NADIG, 1931) et dans le Val d'Aoste (*Omocestus petraeus*, *Platycleis grisea*) manquent au Valais. Par contre *Platycleis albopunctata*, si commune en Valais et au NW des Alpes, est absente du Val d'Aoste. De récentes observations (NADIG, 1981) permettent de relier des colonies isolées d'*Antaxius pedestris* en Valais avec celles du bassin lémanique (NW du Mt Blanc, Savoie, bassin lémanique, Glaivaz VD). *Saga pedo* est inconnue du Val d'Aoste, mais existe dans les Alpes maritimes et en Provence. Les échanges avec le Val d'Aoste, s'ils ont existé, ont donc probablement joué un rôle mineur dans la colonisation du Valais.

L'origine de la faune

La faune des pelouses étudiées montre un caractère nettement plus «méridional» que la flore. Des affinités se manifestent bien plus avec la région méditerranéenne occidentale qu'avec les secteurs step-

piques du bassin du Danube et de l'Europe orientale. Des 250 Coléoptères xérothermes cités par FRANZ (1936) pour la Basse-Autriche, seule une dizaine existent en Valais (mais aussi en France du Sud-Est). Aucune des espèces caractéristiques des steppes selon cet auteur ne se retrouve dans nos groupements. Cette déficience a déjà été observée par HUBER (1916) dans la région bâloise et par GAUCKLER (1957) dans des steppes de Franconie (RFA), où on note 15 % d'espèces continentales dans la flore contre seulement 2,9 % pour la faune.

Les auteurs attribuent ces différences à une plus grande mobilité de la faune, qui s'adapte rapidement aux modifications du climat. A l'inverse la flore serait plus conservatrice, parce que les migrations végétales et la substitution des espèces par le jeu de la concurrence sont beaucoup plus lentes. Elle porterait donc plus de traces des premières vagues migratoires tardiglaciaires (KUNTZE, 1931). A cette explication dynamico-historique s'ajoute une évidence écologique: on a vu que les plantes steppiques s'accommodent de niveaux thermiques très bas, pour autant que le climat soit assez sec. Par contre elles sont éliminées dans les régions humides, même si le climat est très doux. Au contraire une grande partie des Arthropodes de nos groupements sont surtout liés aux conditions thermiques: ils se raréfient fortement dans les steppes d'Allemagne, mais se rencontrent dans des biotopes plus humides, pour autant que le niveau thermique soit élevé (par exemple *Acridium depressum*, Orthoptère Tétrigidé étroitement lié à la pelouse steppique en Valais, qui vit au bord des marais dans la région méditerranéenne).

Si tout indique que la majorité des insectes xérothermophiles est arrivée de France méridionale, il est plus difficile de se prononcer sur l'origine de certaines espèces continentales. Celles-ci sont plus fréquentes à l'Est de l'Europe que dans le bassin du Rhône:

Calathus mollis (Col.)
Cymindis axillaris (Col.)
Dibolia rugulosa (Col.)
Eresus niger (Ara.)
Fourcatia squamulata (Col.)
Galleruca interrupta (Col.)
Harpalus zabroides (Col.)
Hyperaspis reppensis (Col.)
Lasioderma redtenbacheri (Col.)
Lixus elongatus (Col.)
Melanimon tibialis (Col.)
Mylacus rotundatus (Col.)

Nargus brunneus (Col.)
Oberea erythrocephala (Col.)
Ochodaeus chrysomeloides (Col.)
Otiorrhynchus raucus (Col.)
Pseudocleonus cinereus (Col.)
Rhizotrogus cicatricosus (Col.)
Saga pedo (Orth.)
Sibinia tibialis (Col.)
Sitona languidus (Col.)
Stenobothrus nigromaculatus (Orth.)
Trachyploeus heymesii (Col.)
Zonitis immaculata (Col.)

L'épithète de «pontique» attribuée à ces insectes (HUBER, 1916) a pourtant été très vite contestée. KUNTZE (1931) remarque que la plupart d'entre elles possèdent des colonies dans les poches de climat continental d'Europe occidentale (Durance, Causses, mesetas espagnoles). Comme dans le cas d'*Adonis vernalis*, on ne peut exclure que ces espèces aient survécu dans des refuges sud-occidentaux au plus fort des glaciations. Elles auraient ensuite précédé les subméditerranéennes sur la voie de recolonisation rhodanienne jusqu'au Valais.

Remarquons cependant que quelques espèces récoltées dans nos piégeages semblent manquer au Sud de la France (HOFFMANN, 1950, 1954, 1958, etc.), mais sont présentes dans le Haut-Rhin, l'Alsace et parfois le bassin de la Seine: *Fourcatia squamulata*, *Otiorrhynchus raucus*, *Sibinia tibialis*, *Sitona languidus*. Ces espèces sont probablement les témoins d'un courant oriental, ayant atteint la France septentrionale par le Nord des Alpes.

En Valais, elles n'ont pratiquement été trouvées qu'à Granges et Saxon. Or ces deux stations peu ensoleillées sont précisément les plus continentales de notre échantillon: elles sont caractérisées par leur sécheresse et par le contraste thermique entre l'été et l'hiver bien plus que par un climat chaud. Ces milieux propices à la survie des éléments véritablement pannoniques de notre faune paraissent donc encore plus localisés que ceux qui hébergent les méridionales.

CONCLUSIONS

Ces observations nous amènent à proposer, pour les pelouses sèches calciphiles, le schéma suivant pour la colonisation du Valais central:

– dans une phase précoce l'invasion d'espèces steppiques à grande amplitude thermique, dont une partie colonisait déjà les nunataks, a pu s'opérer par des itinéraires d'altitude, alors que les glaces mortes engorgeaient encore les vallées. Ce courant n'a donc pas subi le confinement d'un bassin versant. Sa composition correspond à la steppe (tardi)-glaciaire d'Europe occidentale, qui a laissé des traces dans les vallées internes des Alpes du Sud-Ouest. Les vestiges de cette première vague présentent pour la plupart une répartition très morcelée. Beaucoup sont liées aux rochers ou sont strictement orophiles.

– le col du Simplon est la voie principale de colonisation des espèces thermophiles du Sud des Alpes; ce courant enrichit les pelou-

ses xérophiles du Haut-Valais et de la partie inférieure du bassin des Vièges.

– les vallées du Rhône et de ses affluents (Dranse, Arve) ont relié le Valais au Dauphiné, comme l'attestent les populations reliques de Haute-Savoie. Cet apport d'origine occidentale est moins négligeable que l'estimaient les auteurs anciens. Le *Stipo-Poion carniolicae* valaisan procède de plusieurs vagues de colonisation issues de la végétation oroméditerranéenne occidentale, plus précisément de l'*Ononidion striatae*.

– il n'est pas exclu que quelques insectes d'origine orientale aient atteint le Valais dès le Tardiglaciaire, en empruntant le corridor du N des Alpes et en longeant le Jura jusqu'au bassin lémanique.

Reste à souligner que nos connaissances actuelles sont encore trop fragmentaires pour retracer avec certitude l'histoire de ces pelouses relictuelles. La mesure des liens de parenté taxonomique entre les populations qui jalonnent les itinéraires hypothétiques permettra sans doute de préciser et de corriger le tableau brossé ici à grands traits.

RÉSUMÉ

Par comparaison avec les autres régions continentales de l'arc alpin occidental, l'auteur tente de préciser l'importance des contraintes climatiques et géographiques qui ont orienté la différenciation postglaciaire des pelouses steppiques valaisannes.

L'ancienneté de la végétation steppique dans le bassin du Rhône est attestée par la différenciation de certains de ses taxons les plus représentatifs.

La parenté floristique avec le Val d'Aoste paraît moins résulter d'échanges importants que d'un héritage tardiglaciaire commun, qui s'est maintenu dans les deux vallées grâce à un climat favorable. Une perméation transalpine par le Simplon est décelable dans la végétation xérophile de Haut-Valais. Mais la majorité des espèces, animales et végétales, qui participent aux groupements steppiques jusqu'à Sierre, semble bien avoir pénétré en Valais par une voie occidentale.

Dans la plupart des cas une migration rhodanienne, à partir de refuges situés dans le Sud de la France, ne peut être exclue. Les colonies relictuelles sur cet itinéraire corroborent cette hypothèse. Quelques Coléoptères laissent toutefois supposer que le courant rhéno-danubien a aussi pu toucher le Valais.

La recolonisation du Valais s'est probablement faite en plusieurs vagues successives: parmi les premiers immigrants se trouvaient les plantes héliophiles de sols minéraux et très secs qui dominent encore aujourd'hui le tapis végétal des pelouses naturelles. Les espèces moins eurythermes, en particulier une bonne partie des insectes subméditerranéens qui distinguent nos milieux des steppes allemandes, ont atteint le Valais plus tard, à la faveur du réchauffement postglaciaire.

Remerciements

Ce papier est l'émanation d'un travail de thèse soutenu à l'Université de Lausanne en 1986, sous la direction du professeur J.-L. Richard. Ses conseils, joints à ceux des professeurs M. Burri, C. Favarger, P. Hainard, D. Korneck et H. Zoller, m'ont beaucoup aidé dans la rédaction de ce chapitre. L'aide de Madame J. Bonetti dans la recherche bibliographique m'a également été précieuse. Enfin, sans les commentaires de Madame A.-C. Plumettaz, ce texte n'aurait jamais trouvé sa forme actuelle.

Qu'ils reçoivent ici mes sincères remerciements.

Bibliographie

- ANDERSON, L. & M. FARILLE. 1980. Exploration floristique, principalement dans la région colluvio-alluviale de l'Arve (Haute-Savoie, France). *Saussurea* 11: 141-181.
- AUBERT, D. 1979. *Les stades de retrait des glaciers du Haut-Valais*. Thèse, Université de Lausanne. 107p. + annexes.
- BEAUVERD, G. 1905. Société botanique de Genève. Compte rendu de la séance du 8 mai 1905. *Bulletin de l'herbier Boissier* 2 (5): 616-620.
- 1906. Société botanique de Genève. Compte rendu de la séance du 8 octobre 1906. *Bulletin de l'herbier Boissier* 2 (6): 969-972.
- BECHERER, A. 1958. Records d'altitude pour la flore phanérogamique du Valais et des Alpes. *Trav. Soc. Bot. Genève* 4: 42-46.
- 1972. *Führer durch die Flora der Schweiz*. Schwabe, Bâle. 207 p.
- BOCKSBERGER, O.J. 1964. *L'Age du Bronze en Valais et dans le Chablais vaudois*. Imprimerie centrale, Lausanne. 119 p.
- BOURRIT, A. & M.A. FARILLE. 1982. Etude phyto-écologique d'une séquence de végétation dans la vallée moyenne du Giffre (Haute-Savoie). *Saussurea* 13: 41-78.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1917. Die xerothermen Pflanzenkolonien der Föhrenregion Graubündens. *Vierteljahrschrift der Naturforschenden Ges. Zürich* 62: 275-285.
- 1923. *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central (France), avec aperçu sur les migrations des Flores dans l'Europe sud-occidentale*. L'homme, Paris. 282 p.
- 1927. Gattung *Onosma*. in: HEGI G., *Illustrierte Flora v. Mitteleuropa* (München) V. 3: 2177-2186.
- 1936. Über die Trockenrasengesellschaften des Festucion valesiacae in den Ostalpen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 46: 169-189.
- 1948. *La végétation alpine des Pyrénées Orientales*. Monogr. est. Estud. Pinen. 9: 1-306.
- 1959. Zur Vegetation der nordbündnerischen Föhrentäler. *Vegetatio* 8 (4): 234-249 Comm. SIGMA n° 145.
- 1961. *Die inneralpine Trockenvegetation von der Provence bis zur Steiermark*. G. Fischer, Stuttgart. 273 p.
- 1971. Les pelouses steppiques des Causses méridionaux. *Vegetatio* 22: 201-247.
- BRIQUET, J. 1980. Recherche sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. *Engler's bot. Jahrb.* 13: 47-105.

- BRIQUET, J. 1900. Les colonies végétales xérothermiques des Alpes lémaniques. Une contribution à l'histoire de la période xérothermique. *Bull. Murithienne* 28: 125-212.
- 1906. Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. *Résultats scientifiques du Congrès international de botanique, Vienne*: 130-173.
- BURRI, M. 1974. Histoire et préhistoire glaciaires des vallées des Drances (VS). *Eclogae geol. helv.* 67/1.
- CHARPIN, A. & L. MORAND. 1978. Bibliographie botanique du département de Haute-Savoie. *Saussurea* 9: 103-141.
- CHARPIN, A. & D. JORDAN. 1981. Observations sur la flore de Haute Savoie (6). *Saussurea* 12: 119-141.
- CHODAT, R. 1902. L'endémisme alpin et les réimmigrations postglaciaires. *Verhandl. naturforsch. Ges. Basel* 35 (1): 69-82.
- CHRIST, H. 1907. *La flore de la Suisse et ses origines, et aperçu des récents travaux géobotaniques concernant la Suisse* (trad. E. Tièche). Georg. Basel.
- 1920. Die Visp-Täler Föhrenregion in Wallis. *Bull. Murithienne* 40: 47-120.
- COOPE, G.R. 1975. Climatic fluctuations in northwest Europe since the last Interglacial, indicated by fossil assemblages of Coleoptera. *Geol. J. Spec. Issue* 6: 153-168.
- DAGET, Ph. 1977. Le bioclimat méditerranéen: analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio* 34 (2): 87-103.
- DAJET, Ph., D. HUBERT & C. LANCHEROS. 1984. Influence de la présence de dolomie sur la constitution floristique des pelouses des Grands Causses. *Les pelouses calcaires* (Strasbourg 1982) Colloques phytosociologiques XI: 325-341.
- DEFFERRARD, C. & M.A. FARILLE. 1982. Prairies contemporaines xéromorphes des Iles de Passy (vallée de L'Arve, Haute Savoie). *Saussurea* 13: 137-149.
- DELARZE, R. 1986. *Approche biocénotique des pelouses steppiques valaisannes*. Thèse, Lausanne. 175 p. + annexes.
- DURAND, T. & H. PITTIER. 1882. *Catalogue de la Flore vaudoise*. Rouge, Lausanne.
- EICHER, U. & U. SIEGENTHALER. 1976. Palynological and oxygen investigations on late-glacial sediment cores from swiss lakes. *Boreas* 5: 109-117.
- FAVARGER, C. 1971. Recherches cytologiques sur quelques *Onosma* d'Europe occidentale. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 75: 59-65.
- FAVRE, E. & E. BUGNION. 1890. Faune des Coléoptères du Valais et des régions limitrophes. *Nouv. Mém. Soc. helv. Sc. nat.* (Zürich) 31.
- FRANZ, H. 1936. Die thermophilen Elemente der Mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankung der Quartärzeit. *Zoogeographica* (Berlin) 3: 159-320.
- FRENZEL, B. 1964. Über die offene Vegetation der letzten Eiszeit am Ostrande der Alpen. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 103/104: 110-143.
- GAILLARD, M.J. 1984. Etude palynologique de l'évolution tardi- et postglaciaire de la végétation du Moyen-Pays romand (Suisse). *Dissertationes Botanicae (Vaduz)* 77: 1-322.
- GALLANDAT, J.D. 1972. Etude de la végétation des lisières de la chênaie buissonnante dans trois localités du pied sud du Jura suisse. *Bull. soc. neuchâtel. Sc. nat.* 95: 97-111.
- GALLAY, A. 1983. *De la chasse à l'économie de production en Valais: un bilan et un programme de recherche*. Document du département d'Anthropologie, Université de Genève.

- GALLAY, A., P. OLIVE & R. CARAZZETI. 1983. Chronologie ^{14}C de la séquence Néolithique-Bronze ancien du Valais (Suisse). *Annuaire Soc. suisse Préhist. Archéol.* 66: 43-63.
- GAMS, H. 1927a. *Von den Follatères zur Dent de Morcles*. Huber, Bern. 760 p.
- 1927b. Remarques sur l'histoire du Bois-Noir et des autres Pineraies du Valais. *Bull. Murithienne* 44: 54-66.
- 1929. Remarques ultérieures sur l'histoire des pineraies du Valais comparées à celles de l'Europe orientale. *Bull. Murithienne* 46: 76-96.
- 1930. Über Reliktföhrenwälder und das Dolomitphänomen. *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Stiftung Rübel* Zürich 6: 32-80.
- GAUCKLER, K. 1957. Die Gipshügel in Franken, ihr Pflanzenkleid und ihre Tierwelt. *Denkschr. 50jähr. Bestehen des Naturschutzgebietes*. Naturhist. Ges. Nürnberg 92 p.
- GUYOT, H. 1931. La flore des secteurs valaisans et valdôtains à climat subatlantique. *Bull. soc. bot. Genève* 2^e série 22 (1930): 507-519.
- 1935. Phytogéographie comparée du Valais et de la Vallée d'Aoste. *Bull. Murithienne* 52: 16-35.
- HAINARD, P. 1969. Signification écologique et biogéographique de la répartition des essences forestières sur l'adret valaisan. *Boissiera*, 15: 1-150.
- HANTKE, R. 1980. *Eiszeitalter: Alpennordseite, Rhein- und Rhône-System*. vol. 2, Thun 703 p.
- HESS, H.E., E. LANDOLT & R. HIRZEL. 1980. *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete*. 2^e éd., 3 vol. Birkhäuser, Basel.
- HOFFMANN, A. 1950. *Les Coléoptères Curculionides*, 1^{re} partie. Faune de France 52, Lechevalier, Paris.
- 1954. *Les Coléoptères Curculionides*, 2^e partie. *ibid.* 59.
- 1958. *Les Coléoptères Curculionides*, 3^e partie. *ibid.* 63.
- HUBER, A. 1916. Die Wärmeliebende Tierwelt der weiteren Umgebung Basels. *Archiv. Naturgesch.* 28 ann. 7: 1-120.
- HUNTLEY, B. & H.J.B. BIRKS. 1983. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge. 667 p. + cartes.
- IMHOF, E. 1965-1978. *Atlas de la Suisse*. Feuille 6: *la Suisse pendant la dernière période glaciaire*. Edition du Service topogr. fédéral. Wabern.
- IVERSEN, J. 1944. Hedera et Ilex as climatic indicators. *Geol. Fören. Förhåll.* (Stockholm) 66: 463-483.
- JACCARD, H. 1895. Catalogue de la Flore valaisanne. *Nouv. Mémoires Soc. helv. Sc. nat.* 34.
- JACCARD, P. 1900. Contribution au problème de l'immigration postglaciaire. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 36: 1-130.
- KORNECK, D. 1975. Beitrag zur Kenntnis mitteleuropäischer Felsgrus-Gesellschaften (Sedo-Scleranthetea). *Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. N.F.* 18: 45-102.
- KUNTZE, R. 1931. Vergleichende Beobachtungen und Betrachtungen über die xerotherme Fauna in Podolien, Brandenburg, Österreich und der Schweiz. *Zeitschrift Morphol. Ökol. Tiere* 21: 629-690.
- LANG, G. 1970. Florengeschichte und mediterrän-mitteleuropäische Forenbeziehungen. *Feddes Rep.* 81 (1-5): 315-335.
- MEUSEL, H., E. JÄGER & E. WEINERT. 1965. *Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora*. 2 vol., Fischer, Jena.

- NADIG, A. 1931. Zur Orthopterenfauna Graubündens. *Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden* 69 (1930/1931): 1-69.
- 1981. Über einige für die Schweiz und angrenzende Gebiete neue oder wenig bekannte Saltatoria (Orthoptera). *Bull. Soc. entom. suisse* 54: 325-332.
- NICOLLIER, F. 1980. *Sur la répartition d'Ephedra helvetica en Valais*. Travail de certificat manuscrit, IBSG, Université de Lausanne.
- PAWLOWSKI, B. 1970. Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpathes. *Vegetatio* 21: 181-243.
- PAUTOU, G. & J. GIREL. 1984. Genèse, évolution et disparition des pelouses calcaires dans la plaine alluviale du Rhône entre Genève et Lyon. *Les pelouses calcaires* (Strasbourg 1982). Colloques phytosociologiques XI: 239-242.
- PERRET-GENTIL, C. & A. PIGUET. 1977. La Chassagne d'Onnens (Vaud): phytosociologie et évolution de la végétation en regard des influences anthropozoogènes. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.*, 351 (73): 263-286.
- PLAGNAT, F. 1955. Deux curiosités botaniques chablaisiennes: la buxaie de Coudrée et les dunes lacustres de Sciez-Excenevex. *Rev. de Savoie* 2: 137-157.
- PRIMAULT, B. 1972. Etude méso-climatique du canton de Vaud. *Cahiers de l'aménagement régional* 14 – Office cantonal de l'urbanisme, Lausanne.
- RICHARD, J.L. 1984. Quelques associations végétales xérophiles du Val de Binn (Haut-Valais, Suisse). *Botanica helvetica* 94 (1): 161-176.
- 1985. Les pelouses xérophiles de la région de Zermatt. *Botanica helvetica* 95 (2): 193-211.
- ROYER, J.M. 1984. Caractérisation, répartition et origine du Xerobromion. *Les pelouses calcaires* (Strasbourg 1982). Colloques phytosociologiques XI: 243-267.
- 1985. Liens entre chorologie et différenciation de quelques associations du *Mesobromium erecti* d'Europe occidentale et centrale. *Vegetatio* 59: 85-96.
- RYTZ, W. 1951. Environs de Zermatt et de Saas. Le rôle biogéographique des cols. in: CHOUARD, P., H. GAUSS & W. VISCHER. Coupe botanique du Tyrol à la France. *Bull. Soc. Bot. France* 98: 77-78.
- SANCETTA, C., J. IMBRIE & N.G. KIPP. 1973. Climatic aporet of the past 130 000 years in North Atlantic Deep Sea Core V23-82: correlation with the terrestrial records. *Quaternary Research* 3: 110-116.
- SAUTER, M.R. 1968-69. Le Néolithique moyen du Valais et ses relations circumalpines. *Bull. études préhistoriques alpines* (Aoste): 46-54.
- SCHMID, E. 1936. Die Reliktföhrenwälder der Alpen. *Beitr. zur Geobot. Landesaufnahme der Schweiz* 21: 1-190.
- TEPPNER, O. 1971. Sytossystematik, biomodale Chromosomensätze und permanente Anorthoploidie bei Onosma (Boraginaceae). *Oesterr. Bot. Z.* 119: 196-233.
- TUTIN, T.G. & al. (ed.), 1964-1980. *Flora Europaea*, 5 vol. Cambridge University Press, Cambridge.
- WALTER, H. 1974. *Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens*. Fischer, Stuttgart.
- WALTER, H., E.O. BOX & W. HILBIG. 1983. The deserts of central Asia. in: *Ecosystems of the World 5. Temperate deserts and semi-deserts*. (N.E. West ed.): 193-236. Elsevier, Amsterdam.
- WALTER, H. & S.W. BRECKLE. 1985. *Ecological systems of the biogeosphere*. 1: *Ecological principles in global perspective*. Springer, Berlin.
- WEBER, C. 1956. Etude d'un *Xerobrometum erecti* de la région de Chancy (Genève). *Trav. Soc. bot. Genève* 3: 22-32.

- WEBER, C. 1958. Etudes phytosociologique des prairies du canton de Genève et de ses environs immédiats. *Trav. Soc. bot. Genève* 4: (1957, 1957) 20-38.
- WEGMÜLLER, S. 1966. Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des südwestlichen Juras. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz*, 48.
- 1977. *Pollenanalytische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné)*. Haupt, Bern.
- WELTEN, M. 1957. Über das glaziale und postglaziale Vorkommen von *Ephedra* am nordwestlichen Alpenrand. *Ber. schweiz. bot. Ges.* 67: 33-54.
- 1977. Résultats palynologiques sur le développement de la végétation et sa dégradation par l'homme à l'étage inférieur du Valais central (Suisse). In: LAVILLE, H. & J. RENAULT-MISKOVSKY: *Approche écologique de l'homme fossile*. B.AFEQ, Suppl. 303-307.
- 1979. Eis, Wasser und Mensch haben das Aaretal verändert. *Mitth. Naturf. Ges. Bern.* 36: 17-40.
- 1982. Vegetationsgeschichtliche Untersuchungen in den westlichen Schweizer Alpen: Bern-Wallis. *Mémoires de la société helvétique des Sciences naturelles* 95. Basel.
- ZOLLER, H. 1954. Die Typen der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. *Beitr. z. geobot. Landesaufnahme*, 33. 305 p.